

4 Ergebnisse des Forschungsvorhabens "Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien (Blaualgen) in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern"

Katrin Teubner, Universität Wien, Fakultät für Lebenswissenschaften

4.1 Einleitung

Cyanobakterien sind durch ihre prokaryontische Zellorganisation als Bakterien charakterisiert, aber funktional als Primärproduzenten zugleich mit anderen eukaryontischen „echten“ Algen vergleichbar. Primärproduzenten spielen eine Schlüsselrolle beim Aufbau von Biomasse in Ökosystemen und sind damit essentieller Bestandteil in einem Nahrungsnetz. Die Besonderheit der Pigmentierung der Cyanobakterien liegt in den photosynthetisch aktiven Phycobilinen, welche neben anderen Pigmenten wie Chlorophyllen und Carotinoiden in dem Photosyntheseapparat agieren. Den Namen „Blaualgen“ erhielten diese Organismen aufgrund der Färbung durch die Phycobiline, welche cyanblau oder burgunderrot aussehen und die übrigen Pigmente maskieren, d.h. „übertönen“, können. Da wie erwähnt die Organisationsstufe prokaryontisch ist und diese sich damit grundlegend von allen eukaryontischen Algen unterscheidet, ist die Bezeichnung Blaualgen irreführend und der Name Cyanobakterien zu bevorzugen.

Es gibt wohl kaum eine photoautotrophe Organismengruppe, die so erfolgreich wie die Cyanobakterien extreme Standorte besiedeln kann: von der Antarktis bis zu den Thermalquellen, von wechselfeuchten Felsen („Tintenstriche“) bis zur Freiwasserzone der Seen, von der Dominanz im Picoplankton in oligotrophen Systemen bis zur Dominanz des Nano- und Netzplanktons in extrem nährstoffreichen Gewässern. Die Cyanobakterien sind damit in ihrer Vielfalt an Vertretern, von aquatischen bis terrestrischen Lebensräumen, unter verschiedenartigen Umweltbedingungen weit verbreitet. Cyanobakterien sind – in dem Ensemble mit weiteren photosynthetisch aktiven Mikroorganismen – ein natürlicher Bestandteil der Organismengemeinschaften der Binnengewässer.

Eine weitere Besonderheit der Cyanobakterien ist, dass einzelne Vertreter potentiell in der Lage sind Giftstoffe (Toxine) und andere geruchs- und geschmacksbeeinträchtigenden Stoffe zu bilden. Diese Begleiterscheinungen bei Massenentwicklungen von Cyanobakterien führen letztendlich zur Nutzungseinschränkung der Gewässer als Badegewässer, Trinkwasserreservoir oder Fischzuchtgewässer. Die möglichen Konsequenzen der Massenentwicklung solcher toxinbildenden Vertreter für andere Organismen im Ökosystem und den Menschen wird in CHORUS & BARTRAM (1999) und diesem Band beschrieben.

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

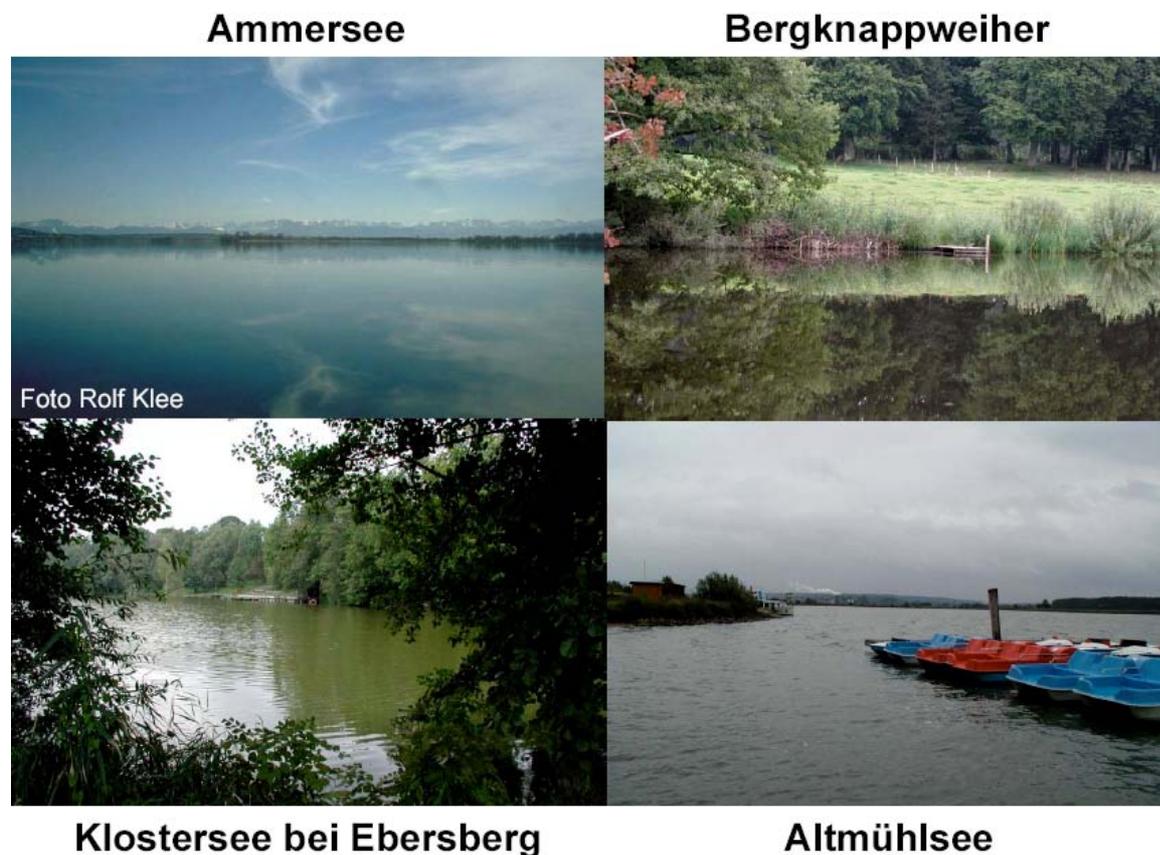


Abb. 1: Die im Projekt zur Ursache der Cyanobakterienentwicklung hauptsächlich analysierten Gewässer sind der tiefe, wenig nährstoffreiche Ammersee, und drei flache, nährstoffreiche Gewässer: der Moorsee Bergknappweiher, der Klostersee und der Altmühlsee

Der hier vorliegende Artikel dagegen betont die Ökologie der Blaualgenentwicklung im Detail. Es werden im Folgenden Ergebnisse des vom Bayerischen Landesamt für Wasserwirtschaft durchgeführten Forschungsprojektes dargestellt. Dieses hatte das Ziel, die Ursachen einer massiven und damit unerwünschten Cyanobakterienentwicklung in bayerischen Flachgewässern und im tiefen Ammersee zu untersuchen. Im Rahmen dieser Projektstudie sind der Ammersee, der Bergknappweiher und der Klostersee im Zeitraum August 2000 bis Dezember 2001 in monatlichem Intervall untersucht worden (Abb.1). Der Altmühlsee wurde vom Wasserwirtschaftsamt Ansbach bearbeitet.

Der Ammersee und der Bergknappweiher sind bei Weilheim (Obb.) gelegen, der Klostersee befindet sich im Gemeindegebiet Ebersberg. Der Ammersee ist ein mesotropher dimiktischer See des Alpenvorlandes mit einer maximalen Tiefe von 81 m und einer Fläche von 46,6 km². Bergknappweiher, Klostersee und Altmühlsee haben eine maximale Gewässertiefe zwischen 2 und 2,5 m. Der Altmühlsee hat mit ca. 450 ha die größte Oberfläche dieser drei flachen Gewässer, gefolgt vom Bergknappweiher (5 ha) und Klostersee (4 ha). Eine ausführliche limnologische Beschrei-

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

bung der untersuchten Gewässer, die Struktur und Dynamik des Phyto- und Zooplanktons sowie deren Interaktionen werden im Detail in TEUBNER et al. 2004 gezeigt, wobei der hier vorliegende Artikel sich auf die Cyanobakterien im Phytoplankton konzentriert.

4.2 Die planktischen Cyanobakterien und ihre Einteilung in Ökotypen

Makroskopisch auffällig treten die aufräumenden Sommerblüten von Cyanobakterien insbesondere in den drei flachen Gewässern auf, wie es beispielhaft für den Bergknappweiher (Abb. 2A-B) und den Klostersee (Abb. 2C) gezeigt wird. Diese Sommerblüten werden durch starke Biomassentwicklungen von *Microcystis*-Taxa und *Aphanizomenon flos-aquae* gebildet.



Abb.2: Cyanobakterienblüten im Bergknappweiher (A-B) und Klostersee (C). *Aphanizomenon flos-aquae* bildet makroskopisch gut zu erkennende große Trichombündel (B), die im Gewässer aufräumen (A). Die aufgeräumten Kolonien diverser *Microcystis*-Taxa lässt die Gewässeroberfläche bei ruhigem Wetter schlierig grün erscheinen

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

In Tab. 1 sind weitere Cyanobakterien der vier untersuchten bayerischen Gewässer aufgeführt. Alle drei den Cyanobakterien untergeordneten Gruppen, nämlich die Chroococcales, Oscillatoriales und Nostocales sind mit einer Vielzahl von Taxa vertreten. Häufige Vertreter der Cyanobakterien der vier Gewässer sind in Lichtmikroskopaufnahmen in Abb. 3 abgebildet. Die Vertreter der übrigen planktischen Algen, d.h. der Diatomeen (Bacillariophyceen), Dinoflagellaten, Cryptophyceen, Chlorophyta und Chrysophyceen sind in TEUBNER et al. (2004) in Kapitel 3.2 angeführt.

	AMMS EPI	AMMS META	BERG	KLOST	ALTM
CYANOPHYCEAE (39 Taxa)					
Chroococcales					
<i>Aphanocapsa</i>			X	X	-
<i>Aphanothece clathrata</i> WEST			X	X	-
<i>Chroococcus limneticus</i> LEMM.	+	---	X	X	-
<i>Chroococcus minutulus</i> KÜTZ. (NÄG.)	+	+	X	-	-
<i>Chroococcus</i> sp.	+	+	-	-	-
<i>Snowella lacustris</i> (CHOD) KOM. et. HIND.	+	+	X	X	-
<i>Merismopedia</i> sp.	+	---	-	-	-
<i>Microcystis aeruginosa</i> (KÜTZ.) KÜTZ			X	X	X
<i>Microcystis flos-aquae</i> KÜTZ.	---	+	X	X	X
<i>Microcystis ichthyoblabe</i> KÜTZ.			X	X	-
<i>Microcystis incerta</i> (LEMM.) LEMM.			X	-	-
<i>Microcystis novacekii</i> (KOM.) COMP.			X	X	X
<i>Microcystis viridis</i> (A. BRAUN) LEMM.			X	X	-
<i>Microcystis wesenbergii</i> (KOM.) KOM.			X	X	-
<i>Microcystis</i> sp.	+	+	-	-	-
<i>Radiocystis</i> sp.	+	+	-	-	-
<i>Synechococcus</i> sp.			-	-	-
<i>Woronichinia compacta</i> (LEM.) KOM. Et. HIND.			X	X	
<i>Woronichinia naegeliana</i> (UNGER) ELINK.			X	-	-
Oscillatoriales					
<i>Limnothrix redekei</i> (VAN GOOR) MEFFERT			X	X	-
<i>Oscillatoria limosa</i> AG ex. GOM			X	X	-
<i>Oscillatoria</i> sp.			-	-	X
<i>Planktolyngbya circumcreta</i>			X	X	-
<i>Planktolyngbya subtilis</i> (W. WEST) ANAGN. et KOM.			X	X	-
<i>Planktolyngbya</i> sp.	+	+	-	-	-

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

	AMMS EPI	AMMS META	BERG	KLOST	ALTM
<i>Planktothrix agardhii</i> (GOM) ANAGN. et KOM.			X	X	-
<i>Planktothrix rubescens</i> (DC ex. GOM) ANAGN. et KOM.	+	++	-	-	-
<i>Pseudanabaena catenata</i> LAUTERB.			X	X	-
<i>Pseudanabaena</i> sp.			X	X	-
Nostocales					
<i>Anabaena flos-aquae</i> BREB. ex BORN et FLAH.			X	X	X
<i>Anabaena lemmermannii</i> BORY	+	+	X	X	-
<i>Anabaena solitaria</i> KLEB.			X	X	-
<i>Anabaena spiroides</i> KLEB.	++	+	-	-	-
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> RALFS ex BORN. et FLAH.			X		X
<i>Aphanizomenon gracile</i> (LEMM) LEMM.			X	X	-
<i>Aphanizomenon skujae</i> KOMARKOVA et CRONBERG			X	X	-
<i>Aphanizomenon</i> sp.			X	X	-
<i>Cylindrospermopsis raceborskii</i> SENAYA et SUBBA RAJU			-	X	-
<i>Gloeotrichia</i> sp.			X	-	-

Tab. 1: Vorkommen der Taxa im Phytoplankton. Für den Ammersee sind die Taxa bezüglich ihres Vorkommens getrennt nach Epilimnion (EPI) und Metalimnion (META) aufgeschlüsselt. AMMS: + = vorhanden; ++ = häufig vorhanden; --- = nicht nachgewiesen; für BERG, KLOST und ALTM: x = nachgewiesen; - = nicht nachgewiesen. (Daten ALTM von der Arbeitsgruppe D. Krause, Wasserwirtschaftsamt Ansbach)

Die hohe Diversität von Cyanobakterien (ANAGNOSTIDIS & KOMÁREK 1985, 1988, KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS 1986, 1989) spiegelt sich auch in einer Breite von unterschiedlichen ökophysiologischen Strategien wider. So lassen sich die planktischen Cyanobakterien nach SCHREURS (1992) und MUR et al. (1993) in die folgenden vier Ökotypen einteilen:

1) Cyanobakterien, die Luftstickstoff fixieren (z.B. DUDEL 1989, DUDEL & KOHL 1991):

***Anabaena* spp., *Aphanizomenon* spp., *Cylindrospermopsis* spp.**

2) Cyanobakterien in tiefen, geschichteten Seen, die aufgrund fein abgestufter Auftriebsregulation sich allgemein im nährstoffreichen Metalimnion aufhalten können (ZIMMERMANN 1969, KONOPKA 1982, 1989):

Planktothrix rubescens

3) Cyanobakterien mit Adaptation an einen ständigen räumlichen Wechsel im Lichtgradienten, d.h. Arten insbesondere mit Schwachlichtadaptation in gut durchmischten, epilimnetischen

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

Schichten. Es sind Arten, die nicht zugleich N₂ fixieren, sich nicht einschichten und auch nicht in der Wassersäule wandern (NICKLISCH & WOITKE 1999):

Limnothrix redekei, *Planktothrix agardhii*

- 4) Kolonie- oder aggregatbildende Formen, die sich aufgrund der enormen Größe innerhalb eines Tages leicht durch das Epilimnion auf und ab bewegen können (u.a. HUMPHRIES & LYNE 1988, KROMKAMP & WALSBY 1990) und zugleich gegenüber dem filtrierenden Zooplankton einen Fraßschutz aufweisen (HRBÁČEK 1964):

Aphanizomenon flos-aquae, *Microcystis* spp.

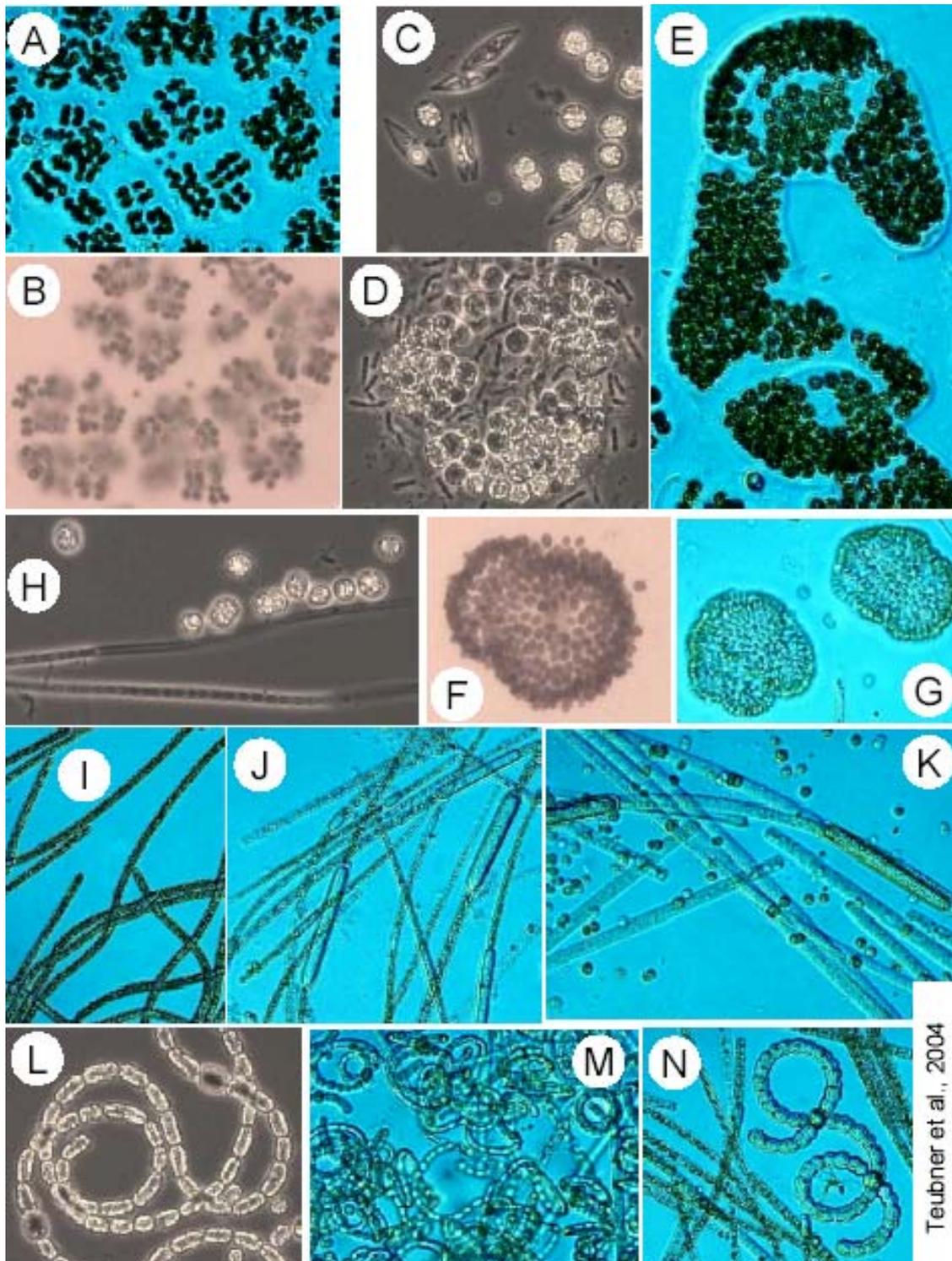
Sämtliche vier Ökotypen treten in den untersuchten bayerischen Gewässern auf (vergleiche mit Tab. 1). Im tiefen, mesotrophen Ammersee dominiert der Ökotyp 2, im Bergknappweiher und Altmühlsee eher die Ökotypen 1 und 4 und im Klostersee die Ökotypen 3 und 4.

4.3 Fördernde Faktoren für Massenentwicklungen von Cyanobakterien

Diese Vielfältigkeit bezüglich der Ökotypen bei planktischen Cyanobakterien geht allgemein mit einer Verschiedenartigkeit von limnologischen Bedingungen für die Massenentwicklungen einher. Eine Übersicht zu den verschiedenen Faktoren die die Cyanobakterienentwicklung fördern, wird in STEINBERG & HARTMANN (1988 a, b), BEHRENDT & OPITZ (1996) und DOKULIL & TEUBNER (2000) dargestellt. Die hier gegebene Übersicht lehnt sich an DOKULIL & TEUBNER (2000) an und wird durch die Punkte 8 und 9 ergänzt:

1. Cyanobakterien weisen generell höhere Temperaturoptima bei Wachstumsexperimenten als andere Phytoplankter auf, was im Einklang mit deren sommerlichen Massenentwicklung steht.
2. Für Cyanobakterien lässt sich eine Anpassung an Schwachlicht sowohl unter starken Fluktuationen (Vorkommen in Gewässern mit durchmischtem, trübem Epilimnion, Ökotyp 3), als auch unter permanentem Dämmerlicht (metalimnisches Vorkommen, Ökotyp 2) experimentell nachweisen. Eine Besonderheit beim Pigmentmuster der Cyanobakterien gegenüber eukaryontischen Algen ist hier besonders erwähnenswert. So agieren bei den Cyanobakterien die wasserlöslichen Phycobiline in Ergänzung zu den fettlöslichen Chlorophyllen alslichtsammelnde Pigmente. Phycobiline fehlen bei den eukaryontischen Phytoplanktern mit Ausnahme der Cryptophyceen gänzlich.
3. Cyanobakterien sind in der Aufnahme von anorganischem Kohlenstoff gegenüber anderen phototrophen Organismen überlegen (Hypothese zum bevorzugten Vorkommen bei niedrigen CO₂- bzw. hohen pH-Werten).

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien
in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern



Teubner et al., 2004

Abb. 3: Häufige Cyanobakterientaxa in den vier Gewässern: Chroococcales (A-G), Oscillatoriales (H-I) und Nostocales (J-N). *Microcystis viridis* (A-B), *M. aeruginosa* mit Endophyten *Nitzschia fonticola* (C) bzw. *Pseudanabaena mucicola* (D, CHANG 1988), *M. wesenbergii* (E), *Woronichinia compacta* (F-G), *Planktolynghya subtilis* (H), *Planktothrix rubescens* (I), *Aphanizomenon flos-aquae* mit Dauerzellen und Heterocysten (J-K), *Anabaena lemmermannii* mit Heterocysten (L-M), *A. flos-aquae* mit Heterocysten und *Aphanizomenon flos-aquae* (N). Klostersee (A-E, H-I, L), Bergknappweiher (G, K, M, N), Ammersee (I), Altmühlsee (J).

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

4. Niedrige N:P-Verhältnisse, bzw. das zeitliche Aufeinanderfallen des Unterschreitens des kritischen N:P-Verhältnisses von 16:1 (Beginn der Phase der N-Limitation) mit dem Klarwasserstadium, favorisieren die Massenentwicklung von Cyanobakterien (u.a. TEUBNER 1996, TEUBNER et al. 1999).
5. Die unterschiedlichen algenverfügbaren Stickstoffressourcen begünstigen verschiedene Phytoplanktongruppen. Bei Abwesenheit von $\text{NO}_3\text{-N}$ und $\text{NH}_4\text{-N}$ entwickeln sich bevorzugt Luftstickstoff-fixierende Cyanobakterien gegenüber allen übrigen Phytoplanktern. Beim Dargebot von $\text{NH}_4\text{-N}$ werden die Nicht-Luftstickstoff-fixierenden Cyanobakterien gegenüber den eukaryontischen Phytoplanktern und beim Dargebot von $\text{NO}_3\text{-N}$ die eukaryontischen Phytoplankter gegenüber allen Cyanobakterien favorisiert.
6. Viele Cyanobakterien können sich aufgrund von Gasvesikeln in optimalen Gewässertiefen einschichten bzw. sich im Tagesrhythmus in der Wassersäule auf und ab bewegen.
7. Cyanobakterien haben einen Wettbewerbsvorteil bei der Phosphornutzung infolge der täglichen Wanderung in der Wassersäule durch den „Luxuskonsum“ von Phosphor nahe dem Sediment (zellinterne P-Speicherung) und der Photosynthese an der Wasseroberfläche.
8. Kieselalgen sind zwar generell die stärkeren Konkurrenten um den Phosphor gegenüber den Cyanobakterien (SOMMER 1983), können sich aber aufgrund der Silizium-Limitation in der saisonalen Abfolge nicht durchgängig durchsetzen. Organisch gebundener Stickstoff und Phosphor können innerhalb von Stunden bis Tagen algenverfügbar umgesetzt werden, wogegen die Freisetzung von Si aus biogen gebundenen Strukturen (verkieselte Zellwände der Kieselalgen) Wochen dauert. Eine erneute Entwicklung der Kieselalgen ist damit an ein Einmischen von gelöstem reaktiven Si aus dem Einzugsgebiet und/oder aus dem Hypolimnion und damit an die Durchmischung des Wasserkörpers bei tiefen Seen gebunden (TEUBNER & DOKULIL 2002).
9. Cyanobakterien, wie *Planktothrix rubescens*, stellen sich unter Dämmerungslichtbedingungen im Metalimnion auf den energetisch günstigen photo-heterotrophen Metabolismus um (ZOTINA et al 2003), können also auch organische Stoffe als Kohlenstoffquelle nutzen.
10. Cyanobakterien benötigen für ein optimales Wachstum höhere Konzentrationen an Spurenelementen.
11. Cyanobakterienpopulationen weisen infolge der Bildung von Toxinen und Zellaggregaten bzw. Kolonien verhältnismäßig geringe Verlustraten durch Grazing auf.
12. Die Exkretion von Toxinen (CHORUS & BARTRAM 1999) und anderen organischen Komponenten durch Cyanobakterien hemmen das Wachstum der übrigen Phytoplankter.

Den genannten 12 Punkten zufolge werden als Ursachen für die Massenentwicklungen von Cyanobakterien sowohl abiotische als auch biotische Bedingungen, also sowohl die Steuerung „bottom-up“ als auch „top-down“, gesehen (Abb. 4). Bei der Sanierung von Gewässern mit Cyano-

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

bakterienmassenentwicklungen wird dementsprechend auf eine Reduktion von Nährstoffen einerseits und eine Biomanipulation andererseits gesetzt.

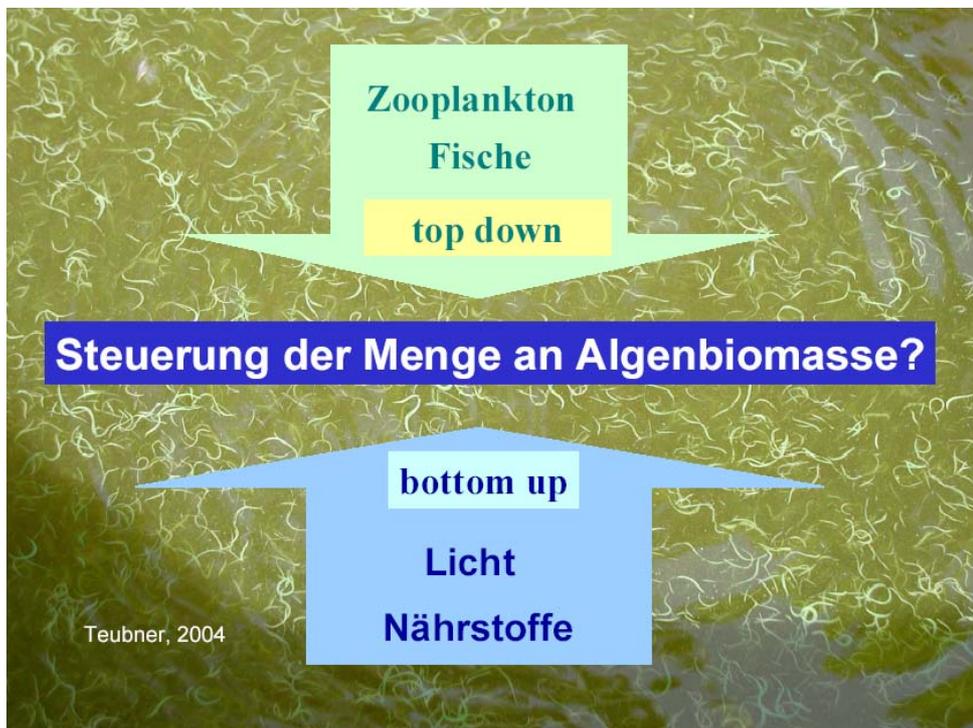


Abb. 4: Vereinfachtes Schema zur direkten und indirekten Steuerung der Phytoplanktonbiomasse

4.4 Abhängigkeit der Cyanobakterienentwicklung von der Jahreszeit

Im Folgenden wird die Abhängigkeit der Biomasse der Cyanobakterien von Nährstoffen und Licht („bottom up“) für die bayerischen Seen gezeigt, wobei viele der oben erwähnten 12 allgemeinen Punkte hier relevant sind. Die Steuerung der Cyanobakterienbiomasse über die Nahrungskette wird bei MORSCHIED (Harald) in diesem Band sowie in TEUBNER et al. (2004, Kap. 3.3) detaillierter betrachtet.

Wie unter Punkt 1 der 12 oben erwähnt, lassen sich Cyanobakterienblüten phänomenologisch für den Sommer beschreiben, auch wenn diese photosynthetischen Prokaryonten mit verschiedenen Vertretern durchaus das ganze Jahr über vorhanden sind. Diese jahreszeitlich unterschiedliche Präsenz der Cyanobakterien trifft auch für die vier untersuchten bayerischen Seen zu und wird mit der Abb. 5 beispielhaft für den Moorsee Bergknappweiher gezeigt. Während im Winter und Frühjahr die vorherrschenden Phytoplanktongruppen die Kieselalgen (Diatomeen, Bacillariophyceen) und Grünalgen (Chlorophyta) sind, nehmen die Cyanobakterien einen geringen Anteil ein. Mit dem Übergang zum Sommer und der damit einhergehenden thermischen Schichtung, der

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

Erhöhung der Wassertemperatur und den veränderten Nährstoff- und Lichtverhältnissen, entwickelt sich eine Phytoplanktongemeinschaft, die stark durch die Cyanobakterien geprägt ist. Der sommerliche Anteil der Cyanobakterien am Phytoplanktonbiovolumen erreicht beispielsweise im Bergknappweiher 65 %. Die Cyanobakterienentwicklung durchläuft dabei die Sukzession von diversen chroococcalen *Microcystis*-Taxa im Juni hin zu fädigen Nostocales wie *Anabaena* und *Aphanizomenon*-Taxa im Spätsommer bis Herbst (Juli-Oktober, Abb. 5).

Die Ursachen der Cyanobakterienbildung in den vier bayerischen Gewässern sind – obwohl sie alle durch massive Sommerblüten gekennzeichnet sind – verschieden und bedingen dementsprechend, wie oben erwähnt, auch verschiedene Cyanobakterien-Ökotypen.

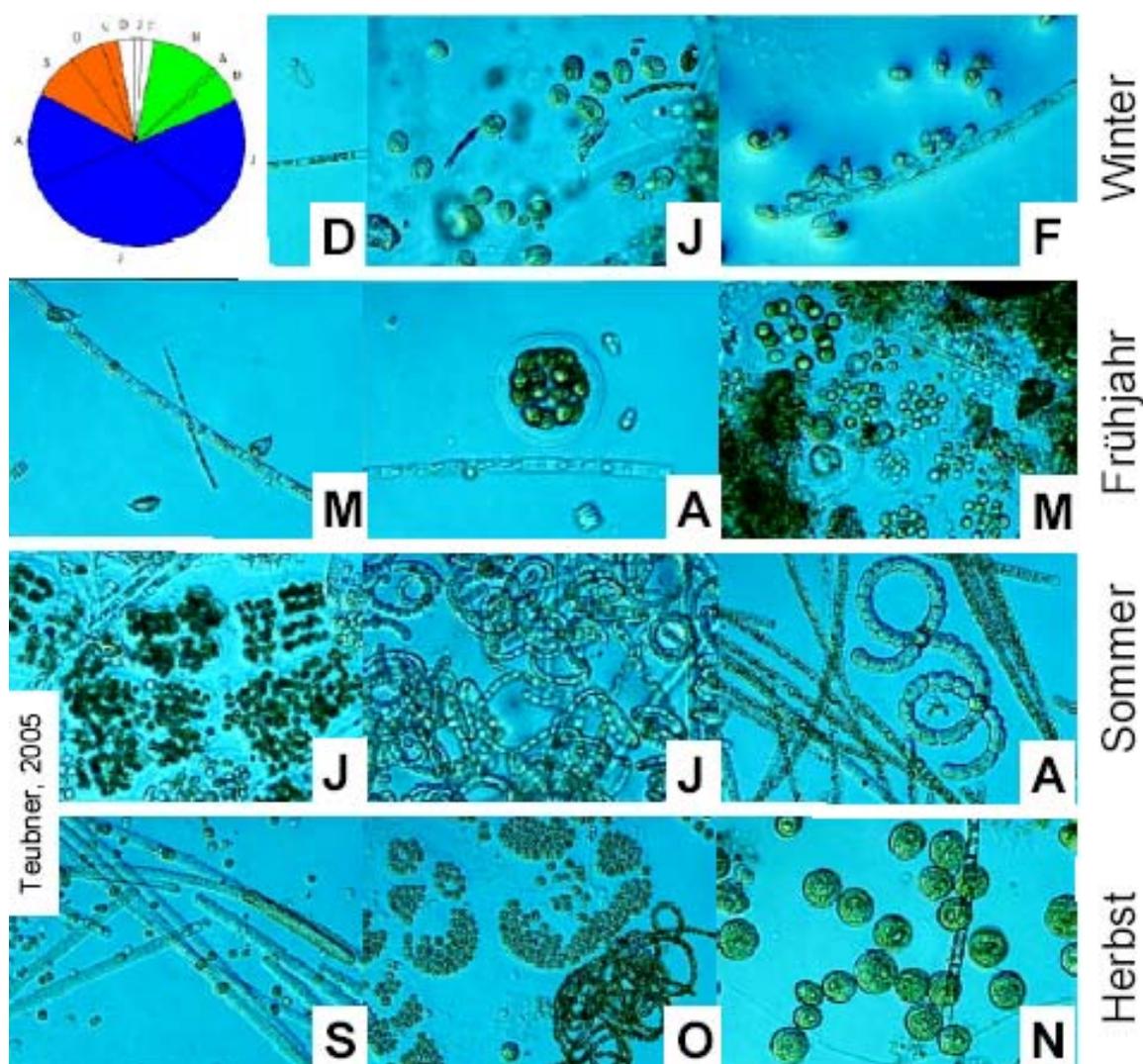


Abb. 5: Änderung der Phytoplanktonzusammensetzung im Bergknappweiher im Jahresverlauf. Die saisonalen Biovolumenanteile am Gesamtjahres-Phytobiovolumen sind im Kreisdiagramm dargestellt und betragen für den Winter 5 % (weiss), das Frühjahr 15 % (grün), den Sommer 65 % (blau) und den Herbst 15 % (orange)

4.5 Limnologische Charakterisierung von Gewässern mit Cyanobakteriendominanz

Eine Übersicht der limnologischen Charakteristik der 4 Gewässer, auch im Vergleich zu weiteren Gewässern, ist in der Hauptkomponentenanalyse (engl. Principal Component Analysis, PCA) gegeben (Abb. 6). Hier werden die Gewässer entsprechend hoher oder niedriger Werte der limnologisch charakterisierenden Parameter grafisch angeordnet. Die Punkte repräsentieren die Gewässer, die Vektoren die limnologischen Eigenschaften, nach denen die Gewässer als ähnlich oder unähnlich charakterisiert werden (Biplot-Darstellung). Dabei werden die Gewässer zu 48 % durch die Faktoren charakterisiert, die am meisten in Richtung der x-Achse zeigen (1. Hauptkomponente) und nur noch zu 16 % in Richtung der y-Achse (2. Hauptkomponente).

Die vier untersuchten bayerischen Gewässer mit Cyanobakteriendominanz lassen sich limnologisch klar in zwei Gruppen einteilen. Die Punkte der beiden Seengruppen, d.h. Altmühlsee, Bergknappweiher und Klostersee zum einen und Ammersee zum anderen, liegen entlang der 1. Hauptkomponente weit voneinander entfernt, woraus sich die Grundverschiedenheit dieser beiden Gewässergruppen ableiten lässt (Hauptkomponente 1 repräsentiert die meiste Information, was am hohen Varianzanteil von 48 % zum Ausdruck kommt, Abb.6). Die Nähe der Punkte für den Altmühlsee, den Klostersee und den Bergknappweiher verweist auf die limnologische Ähnlichkeit zwischen diesen Gewässern. Sie lassen sich als Gewässer mit hohen Konzentrationen an Chlorophyll a (Chl-a), mit hohen Konzentrationen sämtlicher Phosphorfractionen (DRP, DOP, POP) und nahezu durchmischten Wasserkörpern (z_{eu}/z_{mix}) bei zugleich niedrigen Gewässertiefen (z_{max}), niedrigen Durchmischungstiefen (z_{mix} , bedingt durch geringe Gewässertiefe) und geringen Sichttiefen (z_{eu}) charakterisieren (die Lage der Gewässerpunkte am Ende der Vektoren für Chl-a, DRP, DOP, POP und z_{mix}/z_{eu} zeigen hohe Werte, die Lage der Punkte direkt gegenüber den Vektoren von z_{max} , z_{eu} , z_{mix} niedrige Werte der Parameter für die Gewässer an).

Die drei cyanobakteriendominierten bayerischen Flachseen, insbesondere der Altmühlsee, ist nach den in Abb. 1 berücksichtigten limnologischen Parametern mit den Berliner Flußseen vergleichbar. In all diesen Gewässern treten die oben charakterisierten Cyanobakterien der Ökotypen 1, 3 und 4 auf. Im Gegensatz dazu lässt sich der Ammersee als tiefer See mit vergleichsweise hohen Sicht- und Durchmischungstiefen bei zugleich verhältnismäßig geringen Konzentrationen an Chlorophyll a und Phosphor beschreiben. Andere Parameter, wie Silikatgehalt, Leitfähigkeit, NO_3-N , NH_4-N sind nach Abb. 6 weniger für die Differenzierung dieser Gewässer ausschlaggebend. Der Vergleich mit anderen Gewässern zeigt eine limnologische Ähnlichkeit des Ammersees insbesondere mit dem Mondsee und z.T. auch mit den tiefen Seen bei Kempten. In den beiden tiefen mesotrophen alpinen Seen, dem Ammersee und Mondsee, ist seit Jahren die Biomasseentwicklung von *Planktothrix rubescens* bekannt (Ökotyp 2, DOKULIL et al. 2000, weitere alpine Seen s. SAMPL 1999; weitere Details zum Ammersee s.u. und MORSCHEID, Heike, dieser Band).

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

PCA: Allgemeine Limnologische Charakteristik

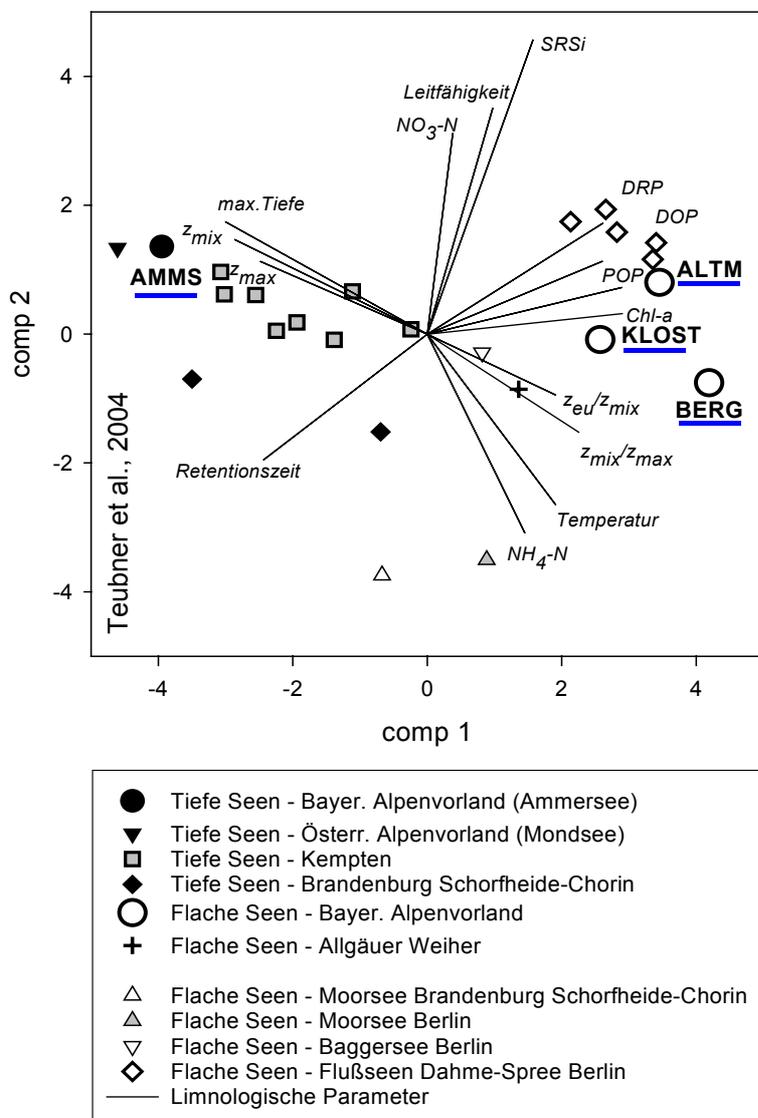


Abb. 6 Darstellung der Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse (PCA) zur limnologischen Charakterisierung der vier untersuchten Gewässer im Vergleich mit anderen Gewässern*. Die Punkte repräsentieren die Gewässer, die Vektoren die limnologischen Eigenschaften, nach denen die Gewässer als ähnlich oder unähnlich charakterisiert werden (Biplot-Darstellung)

Abkürzungen zu den limnologischen Parametern: Chl-a: Chlorophyll a, DRP: gelöster reaktiver Phosphor, DOP: gelöster organischer (nicht-reaktiver) Phosphor, POP: partikulärer organischer Phosphor, SRSi: gelöstes reaktives Silizium, z_{max} : maximale Tiefe, z_{mix} : Durchmischungstiefe, z_{eu} : euphotische Tiefe; comp 1: 1. Hauptkomponente (48 % Varianz), comp 2: 2. Hauptkomponente (16 %)

*Der Vergleich mit anderen, meist cyanobakteriendominierten Gewässern konzentriert sich im wesentlichen auf die Region Berlin-Brandenburg (TEUBNER 1996), das Allgäu und Mittelfranken (Daten Wasserwirtschaftsämter Kempten und Ansbach) und das österreichische Alpenvorland (Limnologisches Institut der Österreichischen Akademie der Wissenschaften in Mondsee und Österreichisches Bundesamt für Wasserwirtschaft, Bundesanstalt für Fischereiwirtschaft in Scharfling). Zusätzliche Langzeitdatensätze für den Ammersee standen vom Wasserwirtschaftsamt Weilheim zur Verfügung. Für die Datenzusammenstellung danken wir insbesondere Dieter Krause (Wasserwirtschaftsamt Ansbach), Fritz Bauer und Dirk Klos (Wasserwirtschaftsamt Kempten), Brigitte Lenhart (Wasserwirtschaftsamt Weilheim), Martin T. Dokulil (Institut für Limnologie der ÖAW, Mondsee) und Albert Jagsch (Bundesanstalt für Fischereiwirtschaft des Bundesamtes für Wasserwirtschaft, Scharfling)

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

Die Algenbiomassen, abgeleitet aus den Chlorophyll a-Konzentrationen, korrelieren in den vier bayerischen Seen signifikant mit den Konzentrationen der drei Phosphorkomponenten (DRP, DOP, POP), dem Silizium (SRSi) und dem $\text{NH}_4\text{-N}$ (Details s. Abb. 4 in Kapitel 3.1 in TEUBNER et al. 2004). Diese positive Korrelation besagt, dass um so höhere Chlorophyllkonzentrationen (Chl-a) gemessen werden, je höher die Konzentration dieser Nährstoffe ist. Umgekehrt ergeben sich insbesondere niedrige Chlorophyllwerte in den vier bayerischen Seen mit hoher Gewässertiefe, geringer Verweilzeit des Wassers und hohen Durchmischungstiefen. In den vier Seen sind hohe Algenbiomassen, d.h. hohe Chl. a-Werte, mit Massenentwicklungen von Cyanobakterien gleichzusetzen, da letztere in diesen Seen einen Biovolumenanteil von wenigstens 60 % am Phytoplankton im Sommer einnehmen.

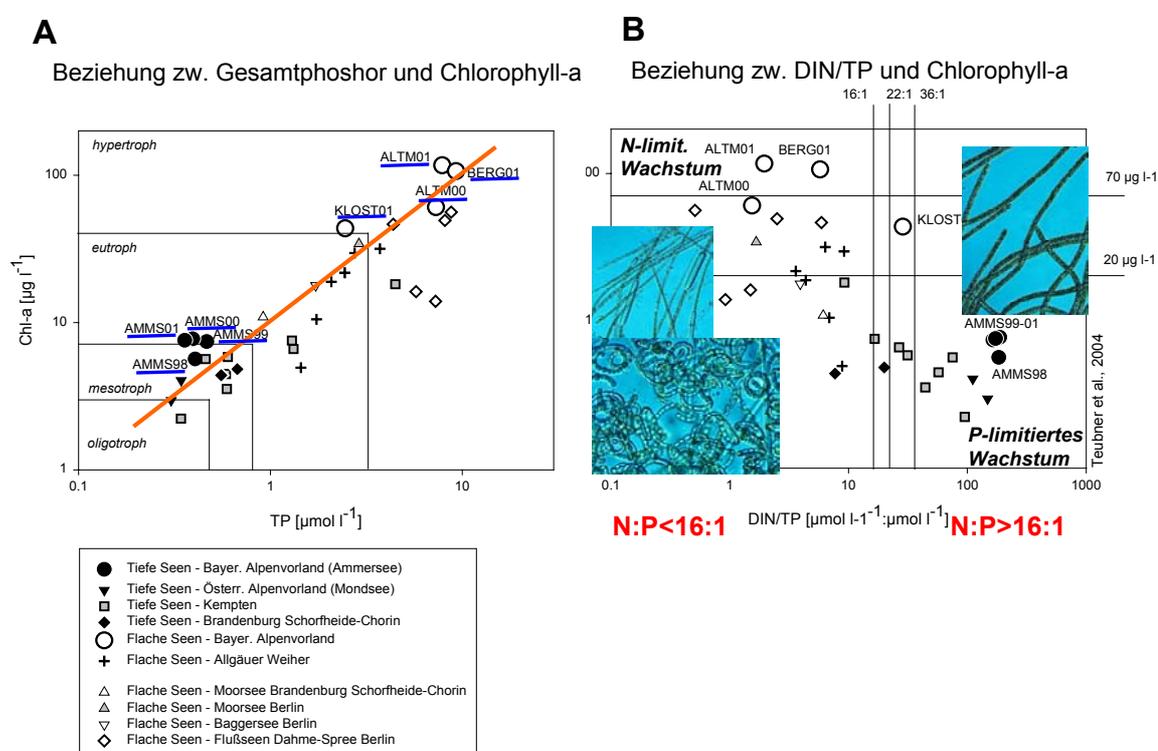


Abb.7: Beziehung zwischen den Konzentrationen des Gesamtphosphors (TP; A) und dem Verhältnis des gelösten anorganischen Stickstoffs zum TP (DIN/TP; B) und den Chlorophyllkonzentrationen in den vier untersuchten Gewässern. In Analogie zu Abb. 2 wurde diese Beziehung auch für andere Gewässer des Alpenvorlandes und Berlin-Brandenburg gezeigt. Einstufung nach FORSBERG & RYDING (1980); Oberflächenproben gemittelt von Juni – September. Datenherkunft zu den übrigen Seen s. Abbildungsunterschrift 1*

Die trophische Einstufung der vier Gewässer nach FORSBERG & RYDING (1980) wird in Abb. 7 gezeigt. Im Altmühlsee und im Bergknappweiher werden die höchsten Chlorophyllkonzentrationen bei den zugleich auch höchsten Konzentrationen von Gesamtphosphor (TP) gemessen (Abb. 7A). Im Klostersee entwickeln sich bei vergleichsweise niedrigeren TP-Konzentrationen niedrigere Algenbiomassen. Die ersten beiden Seen lassen sich klar als hypertroph, der letztere See als eu- bis hypertroph einstufen. Diese Einstufung von Altmühlsee, Bergknappweiher und

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

Klostersee als ähnlich nährstoffreiche Gewässer steht im Einklang mit der oben gezeigten limnologischen Ähnlichkeit und der Bewertung durch die Phyto- und Zooplanktonzusammensetzung (s. Tab. 1 und MORSCHIED Harald, dieser Band). Als deutlich nährstoffärmer, d.h. meso- bis schwach eutroph, lässt sich der Ammersee einschätzen, was sich wiederum in der Limnologie und der Bewertung der Planktongemeinschaften widerspiegelt.

Der Vergleich mit ausgewählten anderen Gewässern zeigt, dass der Ammersee etwas nährstoffreicher als der im österreichischen Salzkammergut gelegene Mondsee ist. In beiden Seen war im Untersuchungszeitraum *Planktothrix rubescens* regelmäßig vorhanden, wenn auch im Mondsee mit deutlich niedrigeren Biovolumina (Dokulil, unveröffentlicht). TP-Konzentrationen auf dem Niveau des Altmühlsees und des Bergknappweiher werden auch in den Flußseen des norddeutschen Flachlandes (Berlin-Brandenburg) gemessen, nur entwickeln sich in diesen niedrigere Chlorophyll a-Konzentrationen, was auf eine geringere Algenbiomasse schließen lässt. Die Allgäuer Weiher und die tiefen Seen in Kempten zeigen eine recht enge Abhängigkeit der Algenentwicklung vom TP-Gehalt und werden in der Mehrheit als meso- bis eutroph eingeschätzt.

4.6 Der Einfluss von Nährstoffverhältnissen

Neben der absoluten Menge an Nährstoffen ist auch deren Verhältnis zueinander von entscheidender Bedeutung für die Algenentwicklung. In der Abb. 7B wird das N:P-Verhältnis in Beziehung zum Chlorophyll gestellt. Das N:P-Verhältnis fließt hier als Relation zwischen dem anorganischen Stickstoff und dem Gesamtposphor ein. Zugleich wird eine Einschätzung gegeben, welcher der beiden Nährstoffe mit hoher Wahrscheinlichkeit begrenzend für das Algenwachstum ist.

Für den Ammersee wie auch den Mondsee wird eine potentielle P-Limitation der Phytoplanktonentwicklung, für den Altmühlsee und den Bergknappweiher eine N-Limitation abgeschätzt. Für den Klostersee ergibt sich hingegen ein indifferentes Verhalten gegenüber einer P- bzw. N-Limitation.

Das Phytoplankton, detailliert in TEUBNER et al. (2004) im Kapitel 3.2.1 beschrieben, verweist darauf, dass die nostocalen Cyanobakterien nur im Altmühlsee und im Bergknappweiher eine Rolle spielten. Nostocale Cyanobakterien sind in der Lage Luftstickstoff in separaten Zellen, den sogenannten Heterocysten, zu binden. Solche Heterocysten wurden in beiden Seen zum Zeitpunkt der massiven Entwicklung dieser Arten gefunden (s. auch Abb. 3J, K, M, N). Die Heterocysten sind eine notwendige Voraussetzung für die Stickstoff-Fixierung. Das Vorhandensein solcher Zellen sagt aber nicht zwangsläufig, dass wirklich N_2 fixiert wird. Der energieaufwändige Prozess der Umwandlung von Luftstickstoff in Ammonium wird nur bei Mangel an energetisch günstigeren Stickstoffquellen vollzogen und dient daher der Kompensation des fehlenden Stickstoffs bei Stickstofflimitation im Gewässer. In den beiden Seen ohne Stickstofflimitation, d.h. im Ammersee und im Klostersee, spielen die Luftstickstoff-fixierenden, nostocalen Cyanobakterien quantitativ keine Rolle.

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

Die physiologische Aufnahme der Makro-Nährelemente Stickstoff, Phosphor und Silizium durch die Planktongemeinschaft erfolgt annähernd in den molaren Proportionen von 16:1:17 (Abb. 8). Wenn im Gewässer die Nährelemente in etwa in diesen optimalen Proportionen vorliegen, kann sich das Phytoplankton optimal entwickeln.



Abb. 8: Das stöchiometrische Optimum der Makronährelemente Stickstoff (N), Phosphor (P) und Silizium (Si) wird als molares Verhältnis von N:P:Si mit 16:1:17 abgeschätzt. Si ist allein für den Zellaufbau der Kieselalgen (Diatomeen) und Goldalgen (Chrysophyceen) notwendig, N und P dagegen für alle autotrophen Phytoplanktongruppen. Die Diatomeen benötigen daher zum Aufbau ihrer Biomasse in etwa 16 mol N, 1 mol P und 17 mol Si. Die verschiedene Schriftgröße für N, P und Si spiegelt die Proportionen dieses physiologischen Optimums wider. Weitere Details sind insbesondere in TEUBNER (2001, 2003), TEUBNER & DOKULIL (2002) und TEUBNER et al. (2003 a) beschrieben

Die Nährstoffproportionen zwischen N:P:Si in den vier Gewässern sind in Abb. 5 dargestellt. Die Grafiken sind dabei bereits in dem physiologischen Verhältnis von N:P:Si = 16:1:17, d.h. in den Proportionen der durchschnittlichen Nährstoffaufnahme von Planktongemeinschaften, skaliert. Das bedeutet, dass ein vorliegendes optimales Verhältnis genau in der Mitte der Dreiecke abgebildet wird.

Anhand der Grafiken lässt sich im Altmühlsee und im Bergknappweiher eine hohe saisonale Dynamik der N:P:Si-Verhältnisse nachweisen. In beiden Seen wechseln die N:P-Verhältnisse von

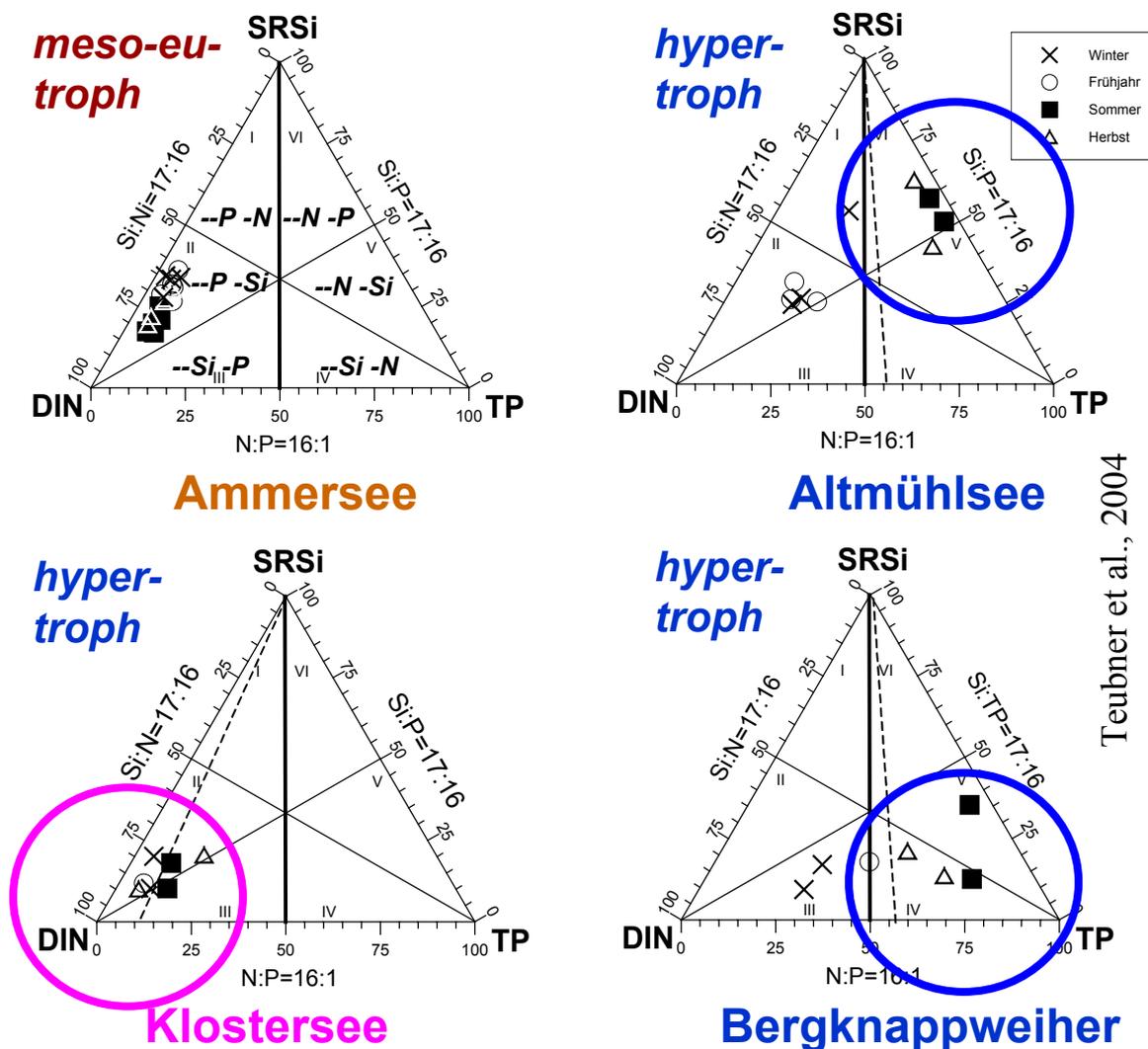
Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

größer 16:1 im Winter-Frühjahr zu kleiner 16:1 im Sommer-Herbst (Abb. 9). Damit ergibt sich in diesen Seen vom Frühjahr zum Sommer der Wechsel von einem P-limitierten zu einem N-limitierten Wachstum. Die extrem niedrigen N:P-Verhältnisse begünstigen, wie oben bereits erwähnt, das Auftreten nostocaler Cyanobakterien, hier hauptsächlich von *Aphanizomenon*- und *Anabaena*-Taxa. Die Nährstoffproportionen in Abb. 8 sind in dem physiologischen Verhältnis von N:P:Si=16:1:17, d.h. in den Proportionen der durchschnittlichen Nährstoffaufnahme von Planktongemeinschaften, skaliert. Die Skalierung in physiologischen Proportionen offenbart, dass in beiden Gewässern die saisonalen Schwankungen in erster Linie auf die hohe Variabilität von anorganisch gelöstem Stickstoff (DIN) zurückzuführen sind. Grafisch lässt sich dies an der großen Streubreite der Punkte zwischen dem DIN-Eckpunkt und der SRSi-TP-Achse ablesen (Abb. 9). Wie bereits erwähnt, können nostocale Cyanobakterien Luftstickstoff binden und somit in Gewässern mit relativ stark schwankendem Stickstoffangebot den zeitweiligen N-Mangel gut kompensieren. Das Element mit der nächst niedrigsten Schwankungsbreite ist im Altmühlsee das Silizium, im Bergknappweiher der Phosphor.

Das charakteristische Bild der saisonalen Dynamik in Flachseen (TEUBNER & DOKULIL 2002), nämlich hohe N:P-Verhältnisse im Winter-Frühjahr und niedrige Verhältnisse im Sommer-Herbst, zeigt sich bis auf einen Herbstwert auch im Klostersee (Abb. 9). Dieser eine untypische Herbstwert dürfte ein Ausreißer infolge sehr hoher $\text{NO}_3\text{-N}$ -Konzentrationen sein. Dennoch erscheint die verhältnismäßig geringe Erniedrigung des N:P-Verhältnisses im Sommer im Klostersee untypisch für einen eutrophierten Flachsee. Die Ursachen sind in einer verminderten Rücklösung von Phosphor aus dem Sediment (oxidierte Sedimentoberfläche wegen Durchmischung des ganzen Wasserkörpers bzw. wegen $\text{NO}_3\text{-Eintrag}$) oder in einem erhöhten Eintrag von N aus dem Einzugsgebiet in dieser Zeit zu sehen. Unter Berücksichtigung des $\text{NO}_3\text{-Ausreißers}$ ist die zweite Ursache wohl wahrscheinlicher. Bei diesen verhältnismäßig hohen N-Konzentrationen ist bereits bei nur geringer Erhöhung von P ein starkes Algenwachstum, vergleichbar mit dem im Bergknappweiher und im Altmühlsee, zu erwarten. Die relativ hohen Konzentrationen an algenverfügbaren Stickstoffverbindungen auf einem hohen Phosphorniveau führen damit zur Massentwicklung von chroococcalen Cyanobakterien (*Microcystis* spp.), aber zum Ausbleiben der nostocalen Cyanobakterien im Klostersee.

Das limitierende Element der 3 Nährelemente im Ammersee ist der Phosphor. Die parallele Anordnung der Saisonpunkte zur DIN-SRSi-Achse zeigt relativ hohe Schwankungen in den Si:N-Verhältnissen bei konstant niedrigen P-Konzentrationen an. Ähnlich wie in den Seen des österreichischen Salzkammergutes (Teubner, unveröffentlicht) sind immer relativ hohe N-Konzentrationen trotz des mesotrophen Zustandes vorhanden. Das Algenwachstum wird in diesen Seen vom Phosphor klar limitiert.

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern



Teubner et al., 2004

Abb. 9: Jahreszeitliche Proportionen zwischen Makronährelementen als DIN:TP:SRSi-Verhältnisse in den vier untersuchten Seen. Infolge der Skalierung der drei Elemente in den physiologischen Optimumsproportionen 16:1:17 (Details s. Abb. 8), markieren die drei Linien die molaren Verhältnisoptima $N:P=16:1$, $Si:N=17:16$ und $Si:P=17:1$. Der Schnittpunkt dieser drei Geraden in der Mitte des Dreiecks markiert das Verhältnisoptimum $N:P:Si=16:1:17$. Die Wahrscheinlichkeit einer starken Limitation ist durch „-“, die einer schwachen Limitation durch „-“ in der Teilabbildung für den Ammersee angezeigt, gilt aber auch für die anderen 3 Teilgrafiken. So wird beispielsweise für Punkte im Feld III mit „-Si -P“ primär eine Si-Limitation, eine schwache P-Limitation aber keine N-Limitation als wahrscheinlich angenommen. Die gestrichelte Linie separiert die Punkte für Winter und Frühjahr (linksseitig) von denen für Sommer und Herbst (rechtsseitig) und zeigt damit höhere N:P-Verhältnisse für Winter-Frühjahr gegenüber niedrigeren N:P-Verhältnissen im Sommer-Herbst an. Für die drei hypertrophen Gewässer sind Punkte mit $N:P < 16:1$ blau eingekreist (in diesen Seen dominieren zugleich N_2 -fixierende Cyanobakterien), Punkte mit $N:P > 16:1$ pink markiert (See zugleich durch Dominanz von Nicht- N_2 -fixierenden Cyanobakterien charakterisiert). Details s. Text

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

4.7 Einfluss der Tiefenverteilung im Ammersee

Die Verteilung der Chlorophyll a-Konzentration, die Abnahme der Lichtintensität und der thermische Widerstand gegen die Durchmischung in der Wassersäule des Ammersees ist beispielhaft für den 16.8.1998 dargestellt (Abb. 10).

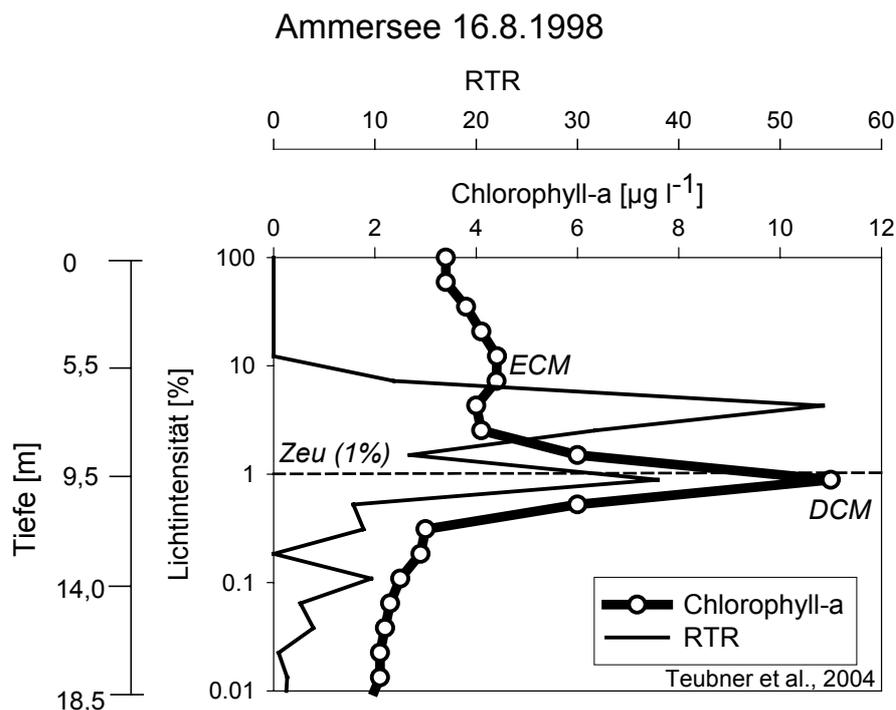


Abb. 10: Tiefenverteilung der Algenbiomasse und thermische Schichtung von 0-18 m am 6.7.1998 im Ammersee: Konzentration von Chlorophyll a (Chl-a, Haardt-Fluoreszenz) und Wert des thermischen Widerstandes gegen die Durchmischung in der Wassersäule (Stabilität; RTR, Differenzwert aus der jeweils darüberliegenden 1 m-Schicht). Die Tiefe in der Wassersäule ist als abnehmende prozentuale Lichtintensität gezeichnet. Die euphotische Tiefe (z_{eu}) zeigt 1 % der Lichtintensität. ECM und DCM zeigen das Chlorophyllmaximum im Epilimnion bzw. in der tiefen Schicht an

Die Chlorophyllkurve zeigt typischerweise ein lokales Maximum bei etwa 12 % Lichtintensität in 4 m Tiefe im Epilimnion (ECM, „epilimnetic chlorophyll maximum“, oberhalb von z_{eu}) und das eigentliche Maximum bei einer Lichtintensität von 0,89 % in 11 m (DCM, „deep chlorophyll maximum“). Der Wert der thermischen Resistenz gegen das Durchmischen in der Wassersäule (RTR) ist am höchsten zwischen 6 und 7 m bei einer Lichtintensität von ca. 7 bis 4 % des Wasseroberflächenwertes und zeigt die Grenze der Durchmischungstiefe an (z_{mix}). Damit reicht die euphotische Zone, d.h. die Wasserschicht bei der wenigstens 1 % des Lichtes noch photosynthetisch verfügbar ist, tiefer als das Epilimnion (euphotisches Metalimnion). In Abb. 11 wird dazu ein Vergleich der Planktongemeinschaften im Epilimnion, im euphotischen Metalimnion und im Metalimnion unter der euphotischen Zone gezeigt.

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

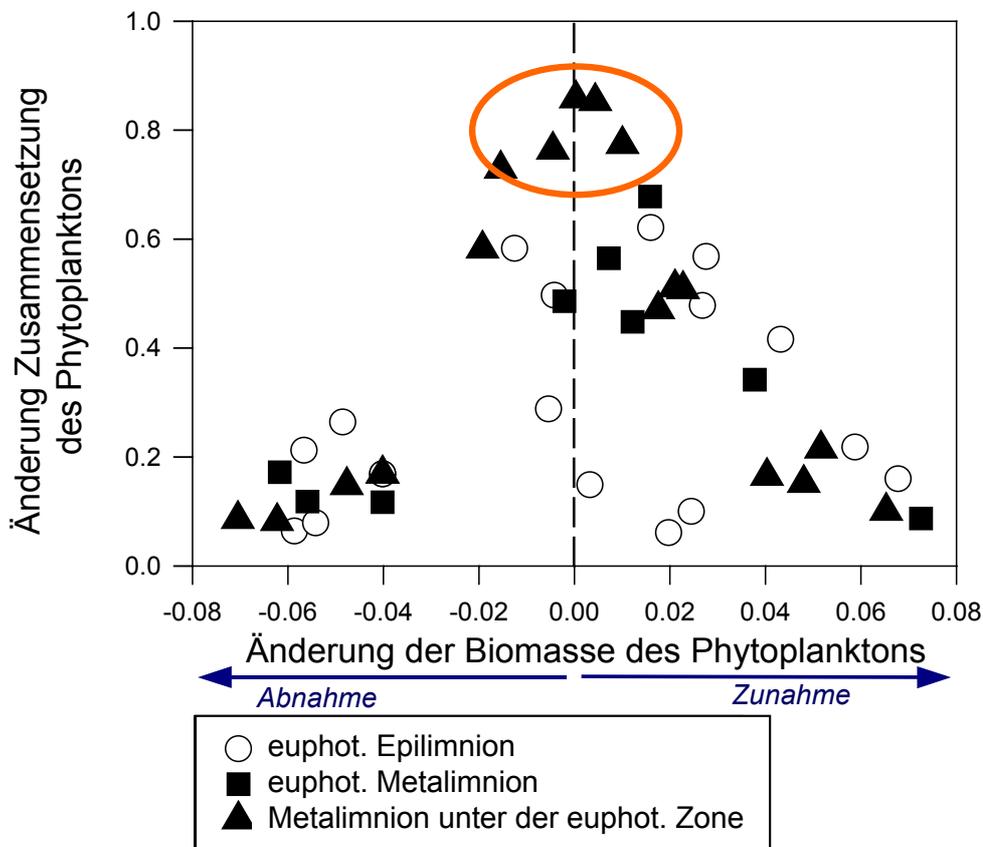


Abb. 11: Änderung der Phytoplanktonzusammensetzung in Abhängigkeit von der Änderung der Phytoplanktonbiomasse in den drei Wasserschichten: euphotisches Epilimnion, euphotisches Metalimnion und Metalimnion unter der euphotischen Zone. Die Änderung der Zusammensetzung in den drei Schichten ist nach dem Bray-Curtis-Index berechnet und zeigt die Ähnlichkeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Probenahmen. Keine Änderung der Phytoplanktonzusammensetzung wird mit dem Wert 1 angezeigt (=100 %ige Übereinstimmung in der Artenzusammensetzung, Stabilität der Zusammensetzung vom Phytoplankton), vollkommene Änderung mit dem Wert 0. Die höchste Stabilität der Phytoplanktonzusammensetzung wird im Metalimnion unter der euphotischen Zone erreicht (orange Einkreisung). Die Änderung der Biomasse des Phytoplanktons in denselben Zeitintervallen ergibt sich mit einer Abnahme (Werte < 0) oder Zunahme (Werte > 0). Der Wert Null zeigt eine gleichbleibend hohe Biomasse zwischen zwei Probenahmen, d.h. weder eine Zu- noch eine Abnahme der Biomasse an. Details s TEUBNER et al. 2003 b

Von besonderem Interesse ist dabei, wie stark sich die Zusammensetzung der Planktongemeinschaft je Wassertiefe im Jahresverlauf ändert. Es hat sich gezeigt, dass die Änderung des Phytoplanktons im Ammersee allgemein am niedrigsten ist, wenn sich auch die Biomasse des Phytoplanktons nicht ändert. Oder anders herum gesagt: eine starke Zunahme oder Abnahme der Phytoplanktonbiomasse bedingt zugleich auch eine starke Veränderung der Artenzusammensetzung. Beim Vergleich der Phytoplanktongemeinschaften der drei zuvor genannten Tiefenschichten, erreicht das Phytoplankton im Metalimnion unter der euphotischen Zone die höchste Stabilität in seiner Artenzusammensetzung. Dieses Phytoplankton ist geprägt durch die Dominanz von *Planktothrix rubescens*, besteht aber auch aus einer Reihe von Kieselalgen, Dinophyceen, Chlorophyta und Chrysophyceen (TEUBNER et al. 2003 und 2004).

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

Eine weitere Besonderheit der metalimnischen Schicht im Ammersee ist, dass sich die Biomassen dort mit nur ca. 1 % Lichtintensität stärker entwickeln, als in der oberflächennahen, epilimnetischen Schicht mit einer durchschnittlich verfügbaren Lichtintensität von 11 % (Abb. 12B). Die Biomasse des Phytoplanktons wird wiederum als Chlorophyllkonzentration ausgedrückt. Die signifikant höheren Chlorophyllkonzentrationen der tiefen Wasserschicht im Vergleich mit dem Epilimnion werden in einer Box-Whisker-Darstellung in Abb. 12D gezeigt. Die statistische Signifikanz wird grafisch durch das Nicht-Überlappen der Kerben in den Boxen angezeigt.

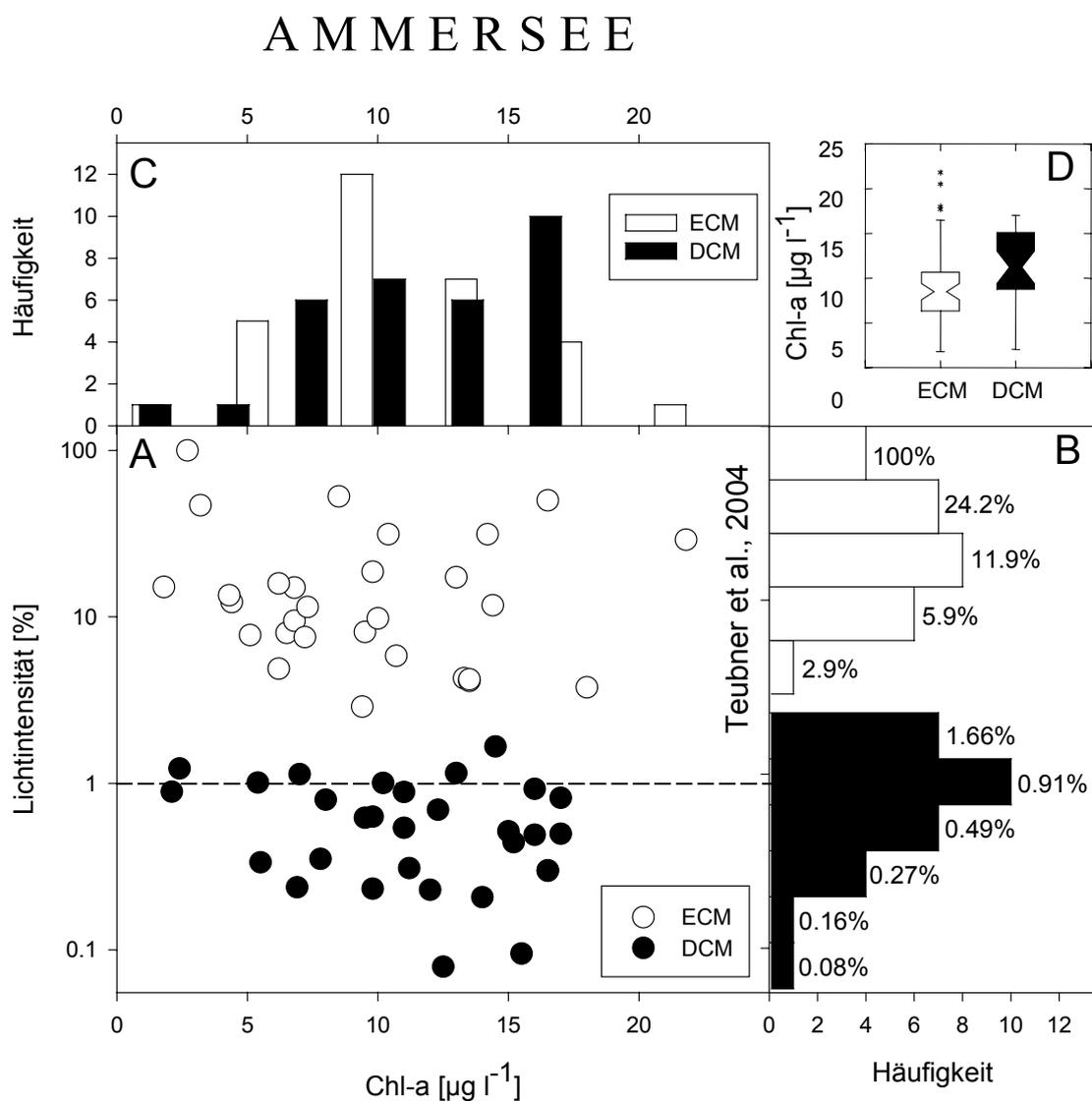


Abb. 12: Chlorophyllkonzentrationen und Lichtintensität in dem Bereich der Chlorophyllmaxima im Epilimnion (ECM, epilimnetic chlorophyll maximum) und in der tieferen Wasserschicht (DCM, deep chlorophyll maximum) für den Zeitraum von 1998 bis 2001 im Ammersee. (A): Chlorophyll a gegen die Lichtintensität; (B): Häufigkeitsverteilung der Lichtintensitäten; (C): Chlorophyllkonzentrationen für die Tiefen vom ECM und DCM (Legende in (C) auch gültig für (B)); (D): Statistische Signifikanz der Unterschiede in den Chlorophyllkonzentrationen zwischen ECM und DCM als Gekerbte Box-Whisker-Darstellung

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

Damit lag im Ammersee der Schwerpunkt der Algenbiomassenentwicklung im Untersuchungszeitraum nicht im euphotischen Epilimnion sondern im Dämmerlicht der tieferen Schichten knapp unterhalb der euphotischen Zone. Im Jahr 1998 zeigte das Tiefenprofil der drei Phosphorfraktionen (ohne Abb.), dass die Planktonbiomasse hauptsächlich im Epilimnion gebildet wird und zwar bei relativ niedrigen Konzentrationen von algenverfügbarem anorganischen (DIP) und organisch-gelösten Phosphor (DOP). In den metalimnetischen Wasserschichten um 10 m Tiefe nahm die Konzentration von DIP und DOP relativ zu, aber um so weniger Phosphor wurde partikulär in Biomasse eingebaut. In den letzten Jahren (1999-2001) hat sich diese Relation zwischen oberflächennahen, epilimnetischen Schichten und Metalimnion umgekehrt: Ein um so höherer Anteil Phosphor wurde im Metalimnion in die Biomasse eingebaut, dagegen ein um so geringerer Anteil im Epilimnion.

Damit hat sich in den letzten Jahren, im Zuge der Reoligotrophierung (LENHART 1987, 2000, KUCKLENTZ et al. 2001, MORSCHEID & MORSCHEID 2001, MORSCHEID 2002), die Produktivität im Ammersee von den epilimnetischen, lichtdurchfluteten Schichten in die tiefer gelegenen metalimnetischen Schichten verlagert. Der See hat sich „auf den Kopf gestellt“ (TEUBNER et al. 2004). Das Profitieren der metalimnetischen Phytoplanktongemeinschaft, mit Dominanz von *Planktothrix rubescens*, auf Kosten der epilimnetischen Gemeinschaft lässt sich physiologisch durch folgende Faktoren erklären:

- Die zunehmende Durchlichtung tieferer Wasserschichten durch höhere Transparenz im Epilimnion infolge des Rückgangs der oberflächennahen Biomasse.
- Die physiologische Akklimatisation an geringe Lichtintensitäten und wahlweise mixotrophe Ernährungsweise von *Planktothrix rubescens* (ZOTINA et al. 2003) und anderen spezifischen Algen dieser Wasserschicht (weitere Details s. TEUBNER et al. 2003 b und 2004).
- Die Verlängerung der sommerlichen Schichtungsperiode um ca 15 Tage per Dekade im Ammersee ist eine Auswirkung der Klimaänderung und bedingt eine stärkere und langanhaltendere Etablierung von *Planktothrix rubescens* in der metalimnetischen Planktongemeinschaft (TEUBNER et al 2005).

4.8 Zusammenfassung

Die Cyanobakterien sind ein natürlicher Bestandteil der Planktongemeinschaften in Seen. Die Ursache der massiven Cyanobakterienentwicklung in den vier untersuchten bayerischen Gewässern wird überwiegend auf das relativ hohe Nährstoffniveau zurückgeführt. Die drei untersuchten Flachseen, der Klostersee bei Ebersberg, der Moorsee Bergknappweiher und der Altmühlsee sind als nährstoffreich (hypertroph), der tiefe Ammersee als relativ nährstoffarm (meso-eutroph) einzustufen.

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

Das Bedingungsgefüge im nährstoffreichen flachen Altmühlsee und im Bergknappweiher bei relativer Stickstoffarmut (N-Limitation) führt zum massiven Auftreten der nostocalen Cyanobakterien (*Anabaena* spp, *Aphanizomenon* spp.). Diese Cyanobakterien sind in der Lage die Stickstoffarmut im Wasserkörper durch Fixieren von Luftstickstoff zu kompensieren. Die sehr gute Verfügbarkeit von Stickstoffverbindungen auf einem insgesamt relativ hohen Nährstoffniveau bedingt im Klostersee die massive Entwicklung nicht-Luftstickstoff-fixierender Cyanobakterien, hauptsächlich von *Microcystis*-Vertretern.

Im Ammersee liegt wie im Klostersee eine relative Phosphorarmut vor, wobei sich der Ammersee auf einem prinzipiell niedrigeren Nährstoffniveau bewegt. Im Ammersee bildet *Planktothrix rubescens* massive Biomassen insbesondere in tiefen metalimnetischen Wasserschichten, wie es auch für andere leicht eutrophierte, tiefe, alpine Seen charakteristisch ist. Im Zuge der Reolithogrophierung und Klimaänderung profitiert dieses Cyanobakterium gemeinsam mit anderen metalimnetischen Algen gegenüber dem epilimnetischen Phytoplankton.

So verschieden das Nährstoffniveau und die limnophysikalischen Bedingungen in dem tiefen Ammersee und den Flachseen sind, so verschieden sind auch die Proportionen zwischen den Makronährelementen (N:P:SI). Dieses Ensemble verschiedener Voraussetzungen in den vier untersuchten Gewässern bedingt zwar einheitlich eine massive Biomasseentwicklung der Cyanobakterien im Sommer, aber die vorherrschenden Cyanobakterien sind völlig verschiedenen Ökotyp-Strategien zuzuordnen. Damit spiegeln die spezifischen Vertreter der Cyanobakterien die spezifischen limnologischen Verhältnisse in dem jeweiligen See wider.

Die Ergebnisse über die Ursachen und Grundbedingungen von Cyanobakterienblüten sind in Abb. 13 zusammengefasst. In dem Schema lassen sich die zu erwartenden Cyanobakterien-Taxa sowie Grundzüge für gewässerspezifische Maßnahmen zur Restaurierung ableiten. Das Schema ist auch auf andere Gewässer übertragbar und somit zur Differenzierung von Blaualgengewässern geeignet.

Abb. 13 (folgende Seite): Schema zu den Ursachen der Cyanobakterien-Massenentwicklung sowie allgemeine Maßnahmen zu deren Kontrolle. Die Ergebnisse der vier untersuchten bayerischen Seen werden als Fallbeispiele für unterschiedliche Cyanobakterienentwicklungen ausgewiesen

Cyanobakterien in stehenden Gewässern	
	niedrige Nährstoffbelastung
Trophie	hohe Nährstoffbelastung
Gewässertyp	hypertrophe Flachgewässer
Einfluss des Zooplanktons	eutrophe Flachgewässer
N:P-Verhältnis	mesotrophe, tiefe Seen
Licht, Wassertemperatur	groß, wenn TP < 100 µg/l & Fischfraßdruck gering
vorherrschende Gruppen	im Epilimnion groß, im Hypolimnion gering
	< 16:1
	> 16:1
	> 16:1
	Schwachlicht, niedrige Temp.
	keine N ₂ -Fixierer: <i>Oscillatoriales</i> , <i>Planktothrix rubescens</i>
	keine N ₂ -Fixierer: <i>Oscillatoriales</i> , <i>Limnothrix</i>
	keine N ₂ -Fixierer: <i>Nostocales</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Aphanizomenon</i>
	Starklicht und hohe Wassertemperatur
	Altmühlsee Bergknappweiher
	Klostersee
	Ammersee Mondsee
	externe und interne Nährstoffreduktion
	Nährstoffreduktion, Fischbestandsregulation, Makrophytenansiedelung
	<i>P. rubescens</i> ist natürlicher Bestandteil dieses Seentyps, Beobachtung zur Gesundheitsvorsorge
Ursachen der Massenentwicklung	Beispiel
	Maßnahmen

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

4.9 Literatur

- ANAGNOSTIDIS, K. & J. KOMÁREK, 1985. Modern approach to the classification system of cyanophytes - 1 Introduction. Arch. Hydrobiol. Suppl. Algological Studies 71: 291-302.
- ANAGNOSTIDIS, K. & J. KOMÁREK, 1988. Modern approach to the classification system of cyanophytes - 3 Oscillatoriales. Arch. Hydrobiol. Suppl. Algological Studies 80: 327-472.
- BEHRENDT, H. & D. OPITZ, 1996. Ableitung einer Klassifikation für die Gewässergüte von planktondominierten Fließgewässern und Flußseen im Berliner Raum und klassenbezogene Zielvorgaben zur Nährstoffreduzierung im Berliner Gewässersystem. Berichte des Institutes für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB) 1: 2-26.
- CHANG, T.-P., 1988. Morphological remarks on *Pseudanabaena mucicola* (Huber-Pestalozzi et Naumann)(Bourelly) Chang. Archiv für Hydrobiologie Suppl. Algological Studies 80: 59-70.
- CHORUS, I. & J. BARTRAM, 1999. Toxic cyanobacteria in water: A guide to their public health consequences, monitoring and management., WHO, Edmundsbury Press, Suffolk, 416 Seiten.
- DOKULIL, M., K. SCHWARZ & A. JAGSCH, 2000. Die Reoligotrophierung österreichischer Seen; Sanierung, Restaurierung und Nachhaltigkeit - Ein Überblick. In: Seen-Gewässerschutz, Nutzungen und Zielkonflikte; Münchener Beiträge zur Abwasser-, Fischerei- und Flußbiologie 53: 307-321.
- DOKULIL, M.T. & K. TEUBNER, 2000. Cyanobacterial dominance in lakes. Hydrobiologia 438: 1-12.
- DUDEL, E.G., 1989. Über die Bedeutung der Luftstickstoffbindung durch Blaualgen (Cyanobacteria) für den Stickstoffhaushalt eutropher Gewässer. Habilitationsschrift, Humboldt-Universität zu Berlin.
- DUDEL, G. & J.-G. KOHL, 1991. Contribution of dinitrogen fixation and denitrification to the N-budget of shallow lake. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie 24: 884-888.
- FORSBERG, C. & S.O. RYDING, 1980. Eutrophication parameters and trophic state indices in 30 waste-receiving Swedish lakes. Archiv für Hydrobiologie 69: 189-207.
- HRBACEK, J., 1964. Contribution to the ecology of water-blooms forming blue-green algae *Aphanizomenon flos-aquae* and *Microcystis aeruginosa*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 15: 837-846.
- HUMPHRIES, S.E. & V.D. LYNE, 1988. Cyanophyte blooms: The role of cell buoyancy. Limnol. Oceanogr. 33: 79-91.
- KOMÁREK, J. & K. ANAGNOSTIDIS, 1986. Modern approach to the classification system of cyanophytes - 2 Chroococcales. Arch. Hydrobiol., 73,4 (43): 157-226.
- KOMÁREK, J. & K. ANAGNOSTIDIS, 1989. Modern approach to the classification system of cyanophytes - 4 Nostocales. Arch. Hydrobiol., 82,3 (56): 247-345.
- KONOPKA, A., 1982. Physiological ecology of a metalimnetic *Oscillatoria rubescens* population. Limnol. Oceanogr., 27: 1154-1161.
- KONOPKA, A., 1989. Metalimnetic cyanobacteria in hard-water lakes: Buoyancy regulation and physiological state. Limnol. Oceanogr., 34: 1174-1184.

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

- KROMKAMP, J. & A.E. WALSBY, 1990. A computer model of buoyancy and vertical migration in cyanobacteria. *J. Plankton Res.* 12: 161-183.
- KUCKLENTZ, V., A. HAMM, K. JÖHNK, T.-P. CHANG, HE. MORSCHIED, D. ROTH, S. SCHMIDT-HALEWICZ, H. MORSCHIED & C. MAYR, 2001. Antwort bayerischer Voralpenseen auf verringerte Nährstoffzufuhr. *Informationsberichte Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft.* 1-272.
- LENHART, B., 1987. Limnologische Studien am Ammersee. *Informationsberichte Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft* 2: 1-105.
- LENHART, B., 2000. Langfristige Entwicklungen - Eutrophierung und Reoligotrophierung - am Ammersee. In: *Seen-Gewässerschutz, Nutzungen und Zielkonflikte; Münchener Beiträge zur Abwasser-, Fischrei- und Flußbiologie* 53: 97-114.
- MORSCHIED, HA. & HEI. MORSCHIED, 2001. Ökosystemare Zusammenhänge am Beispiel des Ammersees. In: M. Dokulil, H. Jamm & J.G. Kohl (Hg.), *Ökologie und Schutz von Seen*, Facultas-Univ. Verlag, Wien, 499 pp.
- MORSCHIED, HEI., 2002. Langzeitentwicklung des Phytoplanktons im Ammersee während der Oligotrophierung.. *Dissertationsschrift*, Wien, 154 Seiten.
- MUR L.R., H. SCHREURS & P. VISSER, 1993. How to control undesirable cyanobacterial dominance. In: G. Giussani & C. Callieri (eds.), *Strategies for lake ecosystems beyond 2000*, Proc. 5th Int. Conf. Conservation and management of Lakes, Stresa 1993 565-569.
- NICKLISCH, A. & P. WOITKE, 1999. Pigment content of some planktonic algae in response to simulated natural light fluctuations and a short photoperiod. *International Review of Hydrobiology* 84: 479-495.
- SAMPL, H., 1999. Die Kärntner Seen. Historisches, Eutrophierung, Sanierung. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) - Tagungsbericht 1998 (Klagenfurt)*, Tutzing, 1-19.
- SCHREURS, H., 1992. Cyanobacterial dominance. Relations to eutrophication and lake morphology. *Doctoral Thesis Univ. Amsterdam* 198 Seiten.
- SOMMER, U., 1983. Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments. *Arch. Hydrobiol.* 96: 399-416.
- STEINBERG, CH. & H. HARTMANN, 1988 a. Planktische blütenbildende Cyanobakterien (Blaualgen) und die Eutrophierung von Seen und Flüssen. *Vom Wasser* 70: 1-10.
- STEINBERG, CH.E.W. & H. HARTMANN, 1988 b. Planktonic bloom-forming cyanobacteria and the eutrophication of lakes and rivers. *Freshwater Biology* 20: 279-287.
- TEUBNER, K., 1996. Struktur und Dynamik des Phytoplanktons in Beziehung zur Hydrochemie und Hydrophysik der Gewässer: Eine multivariate statistische Analyse an ausgewählten Gewässern der Region Berlin-Brandenburg. *Dissertationsschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Institut für Biologie*, 232 Seiten.
- TEUBNER, K., R. FEYERABEND, M. HENNING, A. NICKLISCH, P. WOITKE & J.-G. KOHL, 1999. Alternative blooming of *Aphanizomenon flos-aquae* or *Planktothrix agardhii* induced by the timing of the critical nitrogen:phosphorus ratio in hypertrophic riverine lakes. *Arch. Hydrobiol. Spec. Iss. Adv. Limnology* 54: 325-344.

Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern

- TEUBNER, K., 2001. Die Algengemeinschaften von Seen. In: Ökologie und Schutz von Seen. Editoren M. Dokulil, A. Hamm, J.-G. Kohl 89-121.
- TEUBNER, K. & M.T. DOKULIL, 2002. Ecological stoichiometry of TN:TP:SRSi in freshwaters: nutrient ratios and seasonal shifts in phytoplankton assemblages. *Archiv für Hydrobiologie* 154: 625-646.
- TEUBNER, K., 2003. Phytoplankton, pelagic community and nutrients in a deep oligotrophic alpine lake: ratios as sensitive indicators of the use of P-resources (DRP:DOP:PP and TN:TP:SRSi). *Water Research* 37: 1583-1592.
- TEUBNER, K., N.D. CROSBIE, K. DONABAUM, W. KABAS, A. KIRSCHNER, G. PFISTER, M. SALBRECHTER, & M.T. DOKULIL, 2003 a. Phosphorus accumulation efficiency by the pelagic community at reduced phosphorus supply: a lake experiment from bacteria to metazoan zooplankton. *Limnology & Oceanography* 48: 1141-1149.
- TEUBNER, K., TOLOTTI, M., GREISBERGER, S., MORSCHIED, H., DOKULIL, M.T. & MORSCHIED, Ha. 2003 b. Steady state phytoplankton in a deep pre-alpine lake: Species and pigments of epilimnetic versus metalimnetic assemblages. *Hydrobiologia* 502: 49-64.
- TEUBNER, K., MORSCHIED, HA., TOLOTTI, M., GREISBERGER, S., MORSCHIED, HEI. & KUCKLENTZ, V. 2004: Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Blaualgen (Cyanobakterien) in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern. Materialienband 113/2004, 105 Seiten.
- TEUBNER, K., TOLOTTI, M., GREISBERGER, S., MORSCHIED, H., DOKULIL, M.T. & V. KUCKLENTZ. 2005. Steady state of phytoplankton and implications for climatic changes in a deep pre-alpine lake: epilimnetic versus metalimnetic assemblages. *Verh int Ver Limnol, SIL-Lathi 04. in press.*
- TEUBNER, K. 2005. Ergebnisse des Forschungsvorhabens „Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Blaualgen (Cyanobakterien) in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern. Vortragspräsentation zur Informationsveranstaltung „Blaualgen in bayerischen Gewässern“ am 15.07.2004 in Wienbach.
- ZIMMERMANN, U., 1969. Ökologische und physiologische Untersuchungen an der planktischen Blaualge *Oscillatoria rubescens* D.C. unter besonderer Berücksichtigung von Licht und Temperatur. *Schweiz. Z. Hydrol.* 31: 1-59.
- ZOTINA, T., O. KÖSTER, & F. JÜTTNER, 2003. Photoheterotrophy and light-dependent uptake of organic and organic nitrogenous compounds by *Planktothrix rubescens* under low irradiance. *Freshwater Biology* 48 (10), 1859-1872